植物分类学报
第20卷 第3期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1982年8月

松柏类植物叶子的比较解剖观察*

姚璧君 胡玉熹
(中国科学院植物研究所)

摘 要

本文系统地比较观察了松柏类植物7科、37属、103种8变种的叶子表皮及内部结构特征，并记述了各属(或组)的特征，及作了分属(或组)检索表。

观察结果表明，为便于分属鉴定，Laubenfels 的叶型划分，可作为第一级分类特征。此外叶子表皮结构，皮下层的有无与排列方式，叶肉分化与否，具维管束鞘或内皮层，转输组织类型，维管束的数目与空间相对位置，树脂道的数目及位置，以及石细胞或厚壁组织细胞的存在与否等特征，在属一级中较为稳定，可作为各属分类的重要依据。

柏科各属（刺柏属与圆柏属除外）均属鳞叶(叶型 III)，其结构特征差异甚少，不易区分。

本文还讨论了树脂道，具凯氏带的内皮层，厚壁组织以及维管束等在分类鉴定上的价值问题。

一、前 言

在裸子植物中，利用叶子结构特征，作为分类鉴定的辅助依据，早被人们所注意，其中尤以分种鉴定的报道居多[1—9]，但涉及属一级的比较研究，除 Florin (1931)[10] 和 Napp-Zinn (1966)[11] 等少数报道以外，尚不多见。

鉴于我国所产松柏类植物十分丰富，其中大多数树种又是重要的经济树种；通常在缺少生殖器官的情况下，叶子材料最易取得；同时，裸子植物叶子在结构上，比起被子植物叶子相对较为稳定，不易受环境变化的影响[12]等，因此，本文仅就已收集到的松柏类植物各属，对其叶子表皮及横切面结构，进行较系统的比较观察，并依据叶型及组织学特征作出分属检索表，试图为林业上的树种鉴定，化石植物的鉴定以及植物分类学上的研究提供参考。

二、材料与方法

据中国植物志(第七卷)记载[13]，我国有松柏类植物共208种43变种，分属于7科37属，其中包括引入栽培的1科7属50种2变种。本文所用材料为7科37属103种8变

* 本文经王伏雄教授及傅立国同志审阅，并提出宝贵意见；封淑燕同志协助技术工作，特此一并致谢。

种;约占全部种数的 44.2%。大部分种类采自全国各地的新鲜成熟叶子，并经 F. A. A. 固定;少数种类取自本所标本室(见表 1)。有些属种的成熟叶为两型叶或异型叶,如水松属和圆柏属等,本文仅取其中一种叶型作为代表。

每种均取成熟叶子的中部,用徒手切片法和石蜡切片法,切成厚为 10—12 微米的横切面，以番红-固绿或番红-苏木精染色，酒精脱水后，制成永久制片。 叶子表皮系用 Jeffrey 氏法离析,并制成永久制片。

各属叶子中部横切面结构图，是在显微描绘器下,按比例绘制。

表 1 供观察植物的名称及采集地点

Pinaceae (松科)		
Abies (冷杉属)	*A. beshanzuensis* M. H. Wu 百山祖冷杉	浙江
	A. firma Sieb. et Zucc. 日本冷杉	江西
	A. faxoniana Rehd. et Wils. 岷江冷杉	四川
	A. georgei Orr 长苞冷杉	西藏
	A. nephrolepis (Trautv.) Maxim. 臭冷杉*	黑龙江
	A. spectabilis (D. Don) Spach 西藏冷杉*	西藏
	A. squamata Mast. 鳞皮冷杉*	四川
Cathaya (银杉属)	*C. argyrophylla* Chun et Kuang 银杉	四川
Cedrus (雪松属)	*C. deodara* (Roxb.) G. Don 雪松	北京
Keteleeria (油杉属)	*K. cyclolepis* Flous 江南油杉	杭州
	K. davidiana (Bertr.) Beissn. 铁坚油杉	浙江
	K. evelyaniana Mast. 云南油杉	杭州
Larix (落叶松属)	*L. gmelini* (Rupr.) Rupr. 落叶松*	黑龙江
	L. griffithiana (Lindl. et Gord) Hort. ex Carr. 西藏红杉*	西藏
	L. mastersiana Rehd. et Wils. 四川红杉*	四川
	L. olgensis Henry 黄花落叶松	吉林
	L. potaninii Batalin 红杉*	四川
	L. principis-rupprechtii Mayr 华北落叶松	河北
Picea (云杉属)	Sect. *Picea* (云杉组)	
	P. koraiensis Nakai 红皮云杉	吉林
	P. mayeri Rehd. et Wils. 白杆	北京
	P. wilsonii Mast. 青杆	江西
	Sect. *Casicta* Mayr (丽江云杉组)	
	P. likiangensis (Franch.) Pritz. 丽江云杉*	云南
	P. purpurea Mast. 紫果云杉*	四川
	Sect. *Omerica* Willk (鱼鳞云杉组)	
	P. brachytyla (Franch.) Pritz. 麦吊云杉*	四川
	P. jezoensis var. microsperma (Lindl.) Cheng et L. K. Fu 鱼鳞云杉*	黑龙江
	P. spinulosa (Griff.) Henry 西藏云杉*	西藏
Pinus (松属)	Subgen. *Strobus* (Sweet) Rehd. (单维管束亚属)	
	P. armandii Franch. 华山松	江西
	P. bungeana Zucc. et Endl. 白皮松	北京

续表 1

	Pinaceae（松科）	
Pinus （松属）	*P. koraiensis* Sieb. et Zucc. 红松 *P. parviflora* Sieb. et Zucc. 日本五针松 Subgen. *Pinus*（双维管束亚属） *P. densiflora* Sieb. et Zucc. 赤松 *P. echinata* Mill. 萌芽松 *P. pinaster* Ait 海岸松 *P. rigida* Mill. 刚松 *P. sylvestris var. mongolica* Litv. 樟子松* *P. tabulaeformis* Carr. 油松 *P. taeda* Linn. 火炬松 *P. taiwanensis* Hayata 黄山松 *P. thunbergii* Parl. 黑松 *P. yunnanaensis* Franch 云南松	吉　林 杭　州 杭　州 南　京 南　京 南　京 南　京 北　京 南　京 安　徽 杭　州 南　京
Pseudolarix （金钱松属）	*P. amabilis* (Nelson) Rehd. 金钱松	安　徽
Pseudotsuga （黄杉属）	*P. gaussenii* Flous 华东黄杉 *P. sinensis* Dode 黄杉	安　徽 浙　江
Tsuga （铁杉属）	Sect. *Heopeuca* Keng et Keng f.（长苞铁杉组） *T. longibracteata* Cheng 长苞铁杉* Sect. *Tsuga*（铁杉组） *T. chinensis* (Franch.) Fritz. 铁杉 *T. chinensis* var. *tchekiangensis* (Flous) Cheng et L. K. Fu 南方铁杉 *T. dumosa* (D. Don) Eichler 云南铁杉* *T. formosana* Hayata 台湾铁杉* *T. forrestii* Downie 丽江铁杉*	 广　东 江　西 安　徽 云　南 台　湾 云　南
	Taxodiaceae（杉科）	
Cryptomeria （柳杉属）	*C. fortunei* Hooibrenk ex Otto et Dietr. 柳杉 *C. japonica* (Linn. f.) D. Don 日本柳杉	安　徽 江　西
Cunninghamia （杉木属）	*C. lanceolata* (Lamb.) Hook. 杉木	安　徽
Glyptostrobus （水松属）	*G. pensilis* (Staunt.) Koch 水松	江　西
Metasequoia （水杉属）	*M. glyptostroboides* Hu et Cheng 水杉	北　京
Sciadopitys （金松属）	*S. verticillata* (Thunb.) Sieb. et Zucc. 金松	江　西
Sequoia （北美红杉属）	*S. sempervirens* (Lamb.) Endl. 北美红杉	杭　州
Sequoiadendron （巨杉属）	*S. giganiteum* (Lindl.) Buchholz 巨杉	杭　州
Taiwania （台湾杉属）	*T. cryptomerioides* Hayata 台湾杉* *T. flousiana* Gaussen 秃杉	台　湾 湖　北

续表 1

Taxodiaceae (杉科)		
Taxodium (落羽杉属)	*T. ascendens* Brongn 池杉	南京
	T. distichum (Linn.) Rich. 落羽杉	江西
	T. mucronatum Tenore 墨西哥落羽杉	南京
Cupressaceae (柏科)		
Calocedrus (翠柏属)	*C. macrolepis* Kurz 翠柏	广东
Chamaecyparis (扁柏属)	*C. lawsoniana* (A. Murr.) Parl 美国扁柏	南京
	C. obtusa (Sieb. et Zucc.) Endl. 日本扁柏	江西
	C. pisifera (Sieb. et Zucc.) Endl. 日本花柏	江西
Cupressus (柏木属)	*C. arizonica* Greene. 绿千柏	南京
	C. goveniana Gord 加利福尼亚柏木	南京
	C. lusitanica Mill. 墨西哥柏木	南京
	C. torulosa D. Don 西藏柏木	西藏
Fokienia (福建柏属)	*F. hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas 福建柏	浙江
Juniperus (刺柏属)	*J. formosana* Hayata 刺柏	江西
	J. rigida Sieb. et Zucc. 杜松	南京
Platycladus (侧柏属)	*P. orientalis* (Linn.) Franco 侧柏	安徽
Sabina (圆柏属)	*S. chinensis* (Linn.) Ant. 圆柏	安徽
	S. squamata (Buch.-Hamilt.) Ant. 高山柏	江西
	S. virginiana (Linn.) Ant. 北美圆柏	南京
Thuja (崖柏属)	*T. plicata* D. Don 北美乔柏	南京
	T. standishii (Gord.) Carr. 日本香柏	南京
Thujopsis (罗汉柏属)	*T. dolabrata* (Linn. f.) Sieb. et Zucc. 罗汉柏	江西
Podocarpaceae (罗汉松科)		
Dacrydium (陆均松属)	*D. pierrei* Hickel 陆均松	广东
Podocarpus (罗汉松属)	Sect. *Dacrycarpus* Endl. (鸡毛松组)	
	P. imbricatus Bl. 鸡毛松	广东
	Sect. *Nageia* Endl. (竹柏组)	
	P. fleuryi Hickel 长叶竹柏*	广西
	P. formosensis Dummer 窄叶竹柏*	台湾
	P. nagi (Thunb.) Zoll. et. Mor. ex Zoll. 竹柏	杭州
	Sect. *Podocarpus* Endl. (罗汉松组)	
	P. brevifolius (Stapf) Foxw. 小叶罗汉松*	广西
	P. forrestii Craib et W. W. Sm. 大理罗汉松*	云南
	P. macrophyllus (Thunb.) D. Don 罗汉松	杭州
	P. macrophyllus var. *angustifolius* Bl. 窄叶罗汉松	杭州
	P. macrophyllus var. *maki* (Sieb.) Endl. 短叶罗汉松	杭州

续表 1

Araucariaceae (南洋杉科)		
Agathis (贝壳杉属)	*A. dammara* (Lamb.) Rich. 贝壳杉	福　建
Araucaria (南洋杉属)	*A. bidwillii* Hook. 大叶南洋杉	广　东
Cephalotaxaceae (三尖杉科)		
Cephalotaxus (三尖杉属)	*C. fortunei* Hook. f. 三尖杉	福　建
	C. fortunei var. *alpina* Li 高山三尖杉*	四　川
	C. hainanensis Li 海南粗榧	广　东
	C. oliveri Mast. 篦子三尖杉	四　川
	C. sinensis (Rehd. et Wils.) Li 粗榧	安　徽
	C. sinensis var. *latifolia* Cheng et L. K. Fu 宽叶粗榧*	湖　北
	C. wilsoniana Hayata 台湾三尖杉*	台　湾
Taxaceae (红豆杉科)		
Amentotaxus (穗花杉属)	*A. argotaenia* (Hance) Pilger 穗花杉	四　川
	A. yunnanensis Li 云南穗花杉*	云　南
Pseudotaxus (白豆杉属)	*P. chienii* (Cheng) Cheng 白豆杉	浙　江
Taxus (红豆杉属)	*T. chinensis* (Pilger) Rehd. 红豆杉*	四　川
	T. chinensis var. *mairei* (Lemee et Levl.) Cheng et L. K. Fu 南方红豆杉	杭　州
	T. cuspidata Sieb. et Zucc. 东北红豆杉*	吉　林
	T. yunnanensis Cheng et L. K. Fu 云南红豆杉*	云　南
Torreya (榧树属)	Sect. *Torreya* (榧树组)	
	T. grandis Fort. ex Lindl. 榧树	浙　江
	T. nucifera (Linn.) Sieb. et Zucc. 日本榧树	南　京
	Sect. *Ruminatae* Hu (皱乳榧树组)	
	T. fargesii Franch. 巴山榧树*	四　川
	T. jackii Chun 长叶榧树	杭　州
	T. yunnanensis Cheng et L. K Fu 云南榧树*	云　南

* 示取自本所标本室的标本；无星号者均为新鲜材料，并经 F. A. A. 溶液固定。

三、术　语

为记载方便起见，本文将有关术语的详细含义分述于后。

1. 叶型　Laubenfels (1953)[14] 将现存松柏类植物叶子的外部形态，分为以下四种类型：

(1) 叶型 I——为单脉序，横切面呈四棱形的针状叶；(2) 叶型 II——单脉序，外形为线形或披针形，背腹扁平；(3) 叶型 III——鳞叶；(4) 叶型 IV——广阔扁平，多脉序。

在上述叶型的划分中，将杉科与柏科大多数的成熟叶，均归为叶型 III，但从横切面的轮廓及内部结构特征看，杉科大部分属的鳞状钻叶或钻形叶，似可归于叶型 I。本文所用的叶型 III，仅指柏科各属(侧柏属与圆柏属除外)。

2. 气孔　依据气孔在叶上着生的部位，可分为上面生，下面生和两面生。

气孔类型：(1) 单环型——紧接保卫细胞的外面，由一圈副卫细胞所包围；(2) 双环型——副卫细胞外面为一圈环绕细胞；(3)三环型——副卫细胞外面为两圈环绕细胞。

3. 皮下层　皮下层可分为连续排列和不连续排列(或间断排列)两种。此外为皮下层缺如。

4. 叶肉　在松柏类植物中，叶肉的分化程度分下面三种情况：

(1) 叶肉分化或高度分化——就象大多数被子植物一样，叶肉一般分化为栅栏组织和海绵组织。

(2) 叶肉分化不明显——指在叶近轴面与叶表面垂直的较长叶肉细胞，远轴面为短的叶肉细胞，它们类似于栅栏组织与海绵组织间的区别，但不明显。

(3) 叶肉不分化——在松科的大多数属中，叶肉细胞无栅栏组织和海绵组织的分化，其细胞壁均向内皱褶，在横切面上呈“U”、“W”字形和梅花形等。

5. 内皮层和维管束鞘　指包围在维管束和与之连接的转输组织外面的细胞鞘。按 Esau (1977)[12] 的定义，内皮层系指根或茎皮层之最内层，并包围着维管束的细胞鞘，其细胞的径向和切向壁上具栓质的凯氏带加厚。本文仅指具凯氏带加厚的维管束鞘为内皮层，其余不具凯氏带加厚的，均称为维管束鞘。

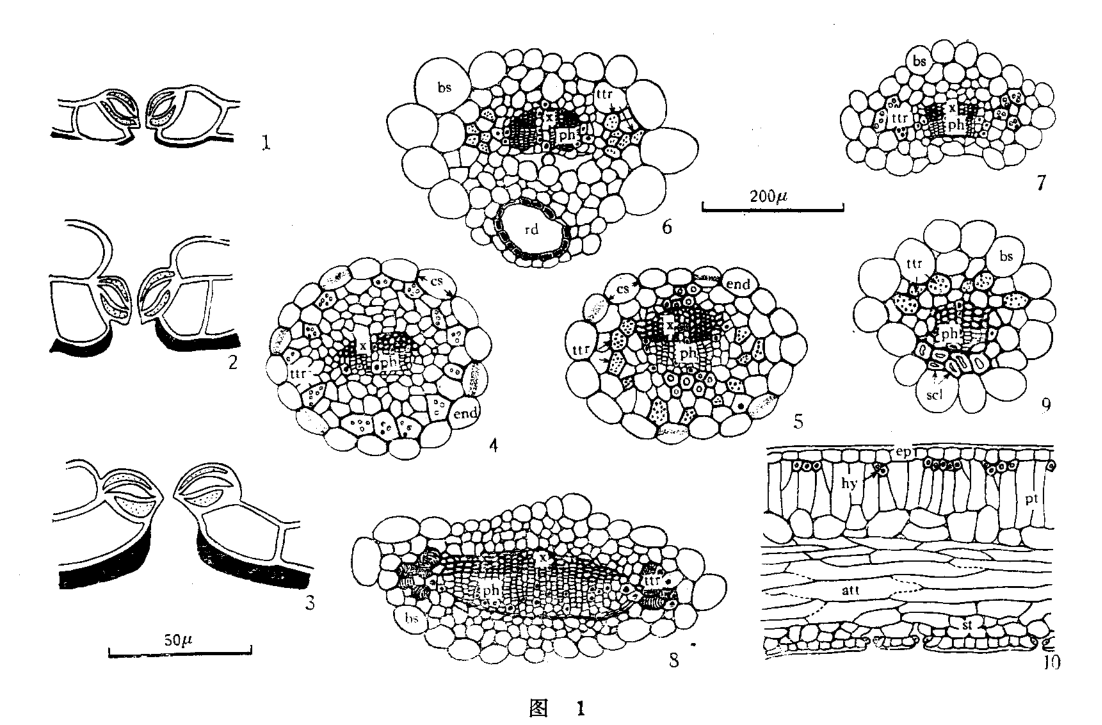


图 1

1—3. 气孔内陷程度　1. 不内陷(水松 *Glyptostrobus pensilis*)；2. 略内陷 (银杉 *Cathaya argyrophylla*)；3. 内陷 (穗花杉 *Amentotaxus argotaenia*)。　4—10. 裸子植物叶子转输组织类型 4. 松型 (华山松 *Pinus armandii*)；5. 黄杉型 (黄杉 *Pseudotsuga sinensis*)；6. 铁杉型 (铁杉 *Tsuga chinensis*)；7. 柏木型 (柳杉 *Cryptomeria fortunei*)；8. 红豆杉型 (南方红豆杉 *Taxus chinensis* var. *mairei*)；9. 南洋杉型 (大叶南洋杉 *Araucaria bidwillii*)；10. 苏铁型 (罗汉松 *Podocarpus macrophyllus*)。　att. 副转输组织；bs. 维管束鞘；Cs. 凯氏带；end. 内皮层；ep. 表皮层；hy, 皮下层；ph, 韧皮部；pt. 栅栏组织；rd. 树脂道；scl. 厚壁组织；st. 海绵组织；ttr. 转输管胞；x. 木质部。(1—3 的比例尺为 50μ，4—10 的比例尺为 200μ)

6. 转输组织类型　转输组织为裸子植物叶特有的一种组织。按照转输管胞分布的图式，转输管胞次生壁上的纹饰，以及副转输组织的有无等特征，将现存裸子植物叶转输组织分为以下七种类型[15]：

（1）松型——转输管胞成一圈，围绕着维管束，并以远轴面的数量居多；管胞次生壁有具缘纹孔（图 1:4）。

（2）黄杉型——转输管胞位于维管束的远轴面，在横切面上成“U”字弧形；管胞次生壁有具缘纹孔和螺纹加厚（图 1:5）。

（3）铁杉型——转输管胞主要位于韧皮部两侧，少数管胞可延至远轴面；管胞次生壁有具缘纹孔和螺纹加厚（图 1:6）。

（4）柏木型——转输管胞成团位于维管束左右两侧，在横切面上呈翼状。管胞次生壁上以具缘纹孔为主，螺纹加厚少见（图 1:7）。

（5）红豆杉型——转输管胞分布图式同柏木型，管胞次生壁以螺纹加厚为主，兼有网纹、梯纹和具缘纹孔等（图 1:8）。

（6）南洋杉型——转输管胞的分布图式与黄杉型相反，即位于维管束的近轴面，并延至维管束的左右两侧，在横切面上呈倒“U”形，管胞次生壁为螺纹加厚或具缘纹孔，或两者兼有（图 1:9）。

（7）苏铁型——除维管束鞘内的转输组织外，在叶肉中还具横向排列的副转输组织（图 1:10）。

7. 维管束　多数松柏类植物的叶为单脉，即具 1 条维管束，并有单束与双束之分；少数属种亦有 2 条或多条。

在维管束中，一般木质部对着叶的近轴面（栅栏组织）韧皮部朝向远轴面（海绵组织）。少数情况下，维管束的空间排列与叶近、远轴面的相对位置可扭转 90 度或 180 度。

8. 树脂道　根据树脂道在叶子中分布位置的不同，可分为：

（1）边生——树脂道紧靠表皮层或皮下层。

（2）中生——树脂道位于叶肉之中。

（3）内生——树脂道包围在维管束鞘之内。

四、松柏类植物各属叶的结构特征

松科（Pinaceae）

1. 冷杉属（*Abies*）　叶型 II，近轴面中凹或稍平。气孔下面生，内陷，双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1 层，连续或不连续分布。叶肉分化，栅栏组织 1—2 层；叶肉中散布有厚壁组织细胞，或缺如。维管束鞘明显，无凯氏带加厚。转输组织黄杉型。在维管束的近、远轴面均有成团的厚壁组织细胞分布，尤以远轴面为多。维管束 1 条，有的种分为双束。树脂道 2 个，边生或中生（图 2:1）。据 Liu（1971）[6] 报道，叶子中树脂道的位置，对冷杉属各种的分类具有很大的鉴定价值。在韧皮部下方，通常有 1—2 个大的溶生胞间隙。

2. 银杉属（*Cathaya*）　叶型 II，近轴面中凹，表皮细胞壁较厚，具厚角质层。气孔下面生，略内陷（图 1:2），单环型；副卫细胞 4—6 个，皮下层 1—2 层，外层连续排列，其细胞一

般比表皮细胞大。叶肉分化不明显，细胞壁明显内褶，在近维管束的两侧，叶肉细胞常呈横向伸长。具凯氏带加厚的内皮层。转输组织黄杉型。维管束的近、远轴面有厚壁组织细胞分布。维管束 1 条，单束。树脂道 2 个，有的可达 4 个，边生于叶的下表面两侧，鞘细胞 2—3 层，外面 1—2 层为厚壁细胞（图 2:2）。

3. 雪松属（*Cedrus*） 叶型 I，横切面近四棱形。表皮细胞外平周壁显著增厚，具角质层。气孔两面生，内陷，双环型，副卫细胞 4—6 个。皮下层 1 层，连续排列，叶肉不分化，细胞壁内褶。具凯氏带加厚的内皮层。转输组织黄杉型。在维管束远轴面有成团厚壁组织细胞。维管束 1 条双束。树脂道 2 个，位于叶两侧近棱角处，边生（图 2:3）。

4. 油杉属（*Keteleeria*） 叶型 II，近轴面中央隆起，远轴面中央也略突起或平。气孔下面生，内陷，双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层1—2层，细胞壁显著增厚，连续或不连续排列。叶肉分化，栅栏组织 1—2 层，维管束两侧的海绵组织细胞横向伸长。维管束鞘薄壁细胞大小及排列较不规则，无凯氏带加厚。转输组织黄杉型。维管束 1 条，在维管束的

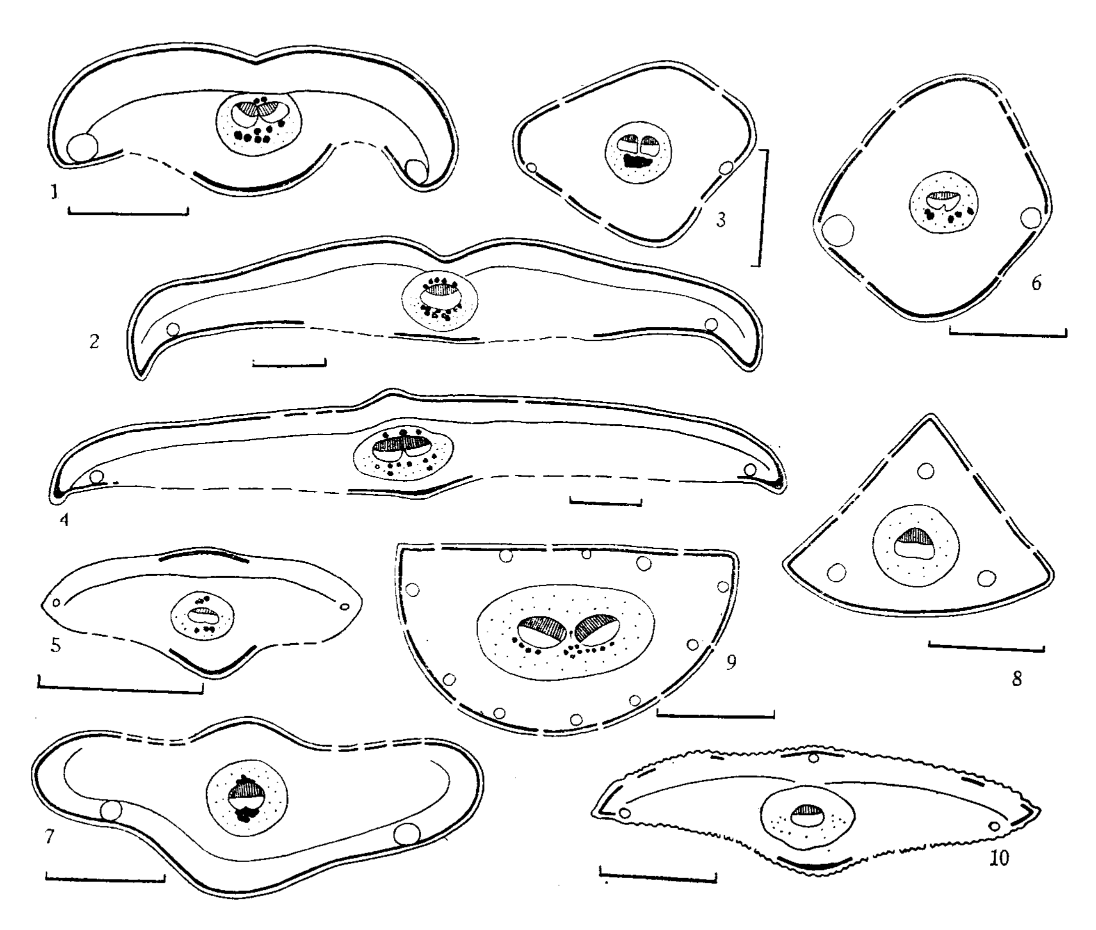


图 2 松柏类植物叶子横切面

1. 长苞冷杉（*Abies georgai*）；2. 银杉（*Cathaya argyrophylla*）；3. 雪松（*Cedrus deodara*）；4. 铁坚油杉（*Keteleeria davidiana*）；5. 华北落叶松（*Larix principis-rupprechtii*）；6. 红皮云杉（*Picea koraiensis*）；7. 麦吊云杉（*Picea brachytyla*）；8. 红松（*Pinus koraiensis*）；9. 油松（*Pinus tabulaeformis*）；10. 金钱松（*Pseudolarix amabilis*）。（比例尺均为 500μ）

近、远轴面具厚壁组织细胞，并以后者居多。 树脂道 2 个，边生于叶两侧的下表面(图 2:4)。

5. 落叶松属 (*Larix*) 叶型 II。气孔下面生，单环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—2 层，多分布于叶子背腹面中部及两侧。叶肉分化不明显，细胞壁稍内褶。 内皮层具凯氏带加厚。转输组织黄杉型，转输管胞数量较少。在维管束的近、远轴面各具几个大的厚壁组织细胞。维管束 1 条单束。树脂道 2 个，边生于叶子两侧，直径较小，鞘细胞壁较厚(图 2:5)。

6. 云杉属 (*Picea*)

(1) 云杉组 (Sect. *Picea*——Sect. *Eupicea* Willk.) 叶型 I，横切面呈四棱形。 气孔两面生，略内陷，双环或偶见三环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1 层，连续排列。叶肉不分化，细胞壁呈波浪形。内皮层具凯氏带加厚，转输组织松型。维管束远轴面具成团厚壁组织细胞。维管束 1 条，有的分为 2 束。树脂道多为 2 个，边生于叶两侧(图 2:6)。

(2) 丽江云杉组 (Sect. *Casicta* Mayr) 本组与上述区别在于：皮下层 1—3 层，外层连续排列。叶肉细胞壁较平直。

(3) 鱼鳞云杉组 (Sect. *Omorica* Willk.) 该组与上述两组的主要区别为： 叶型 II。上下叶面结构倒置，气孔上面生。皮下层 1—3 层。叶肉分化不明显。 树脂道 2 个，边生于叶子近两侧的下表面 (图 2:7)。

在本属有些种的叶子中段横切面上，有时未见有树脂道的分布，这是由于叶两侧的树脂道不完整，有的存在于叶子上下两端，或只在一端的缘故[16]。

7. 松属 (*Pinus*) 叶型 I，横切面呈梯形 (偃松 *P. pumila*)，三角形 (华山松 *P. armandi*)，扇形 (云南松 *P. yunnanensis*) 和半圆形 (马尾松 *P. massoniana*) 等。表皮细胞壁显著增厚，有的胞腔极小；具角质层。气孔在单维管束亚属中，除白皮松 (*P. bungeana*) 外，均分布在两侧，副卫细胞 4—10 个； 双维管束亚属分布于上、下表面，副卫细胞 4—14 个，各种中数目较恒定；气孔内陷，单环型。皮下层 1 至多层，薄壁或厚壁，连续排列。叶肉无分化，细胞壁明显内褶，横切面上呈 "U" 形、"W" 形和梅花形等，多成放射状排列。具凯氏带加厚的内皮层。 转输组织松型，其中单维管束亚属转输管胞所占比例较大。维管束 1 条，单束或双束。树脂道数目 2—3 个 (单维管束亚属) 或 2—12 个 (双维管束亚属)，中生或边生，或同时兼有，鞘细胞 2 层，外层细胞壁较厚(图 2:8，9)。

根据桂跃林等 (1963)[1] 比较观察了国产松属23种 4 变种的针叶结构认为，气孔类型 (红松型和油松型)、皮下层类型、树脂道的位置与数目，以及内皮层的性质等，均可作为区分两个亚属及分种的重要依据。

8. 金钱松属 (*Pseudolarix*) 叶型 II，远轴面中部隆起。表皮细胞壁较薄。气孔上面生，单环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层由 1—2 层细胞壁较薄、不连续排列的细胞组成。叶肉有分化，位于维管束两侧的海绵组织细胞横向伸长。维管束鞘细胞大小均匀，无凯氏带加厚。转输组织铁杉型，但转输管胞数量极少。维管束 1 条单束。树脂道 3 个，其中 1 个位于上表面中部， 2 个在两侧，均为边生(图 2:10)。

9. 黄杉属 (*Pseudotsuga*) 叶型 II，近轴面中凹。表皮细胞壁较厚，尤以外平周壁更为显著，气孔下面生，内陷，单环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1 层，不连续排列。叶肉有

分化，栅栏组织 1—2 层，海绵组织细胞壁稍内褶；叶肉中具分枝的石细胞。具凯氏带加厚的内皮层。转输组织黄杉型。在维管束的近、远轴面，均有厚壁组织细胞星散分布。维管束 1 条，单束或双束。树脂道 2 个，边生于叶子下表面两侧（图 3:1）。

10. 铁杉属（*Tsuga*）

（1）铁杉组（Sect. *Tsuga*） 叶型 II，近轴面中凹。表皮细胞垂周壁及外平周壁明显增厚，气孔下面生，内陷，单环或双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—2 层，间断排列。叶肉有分化。维管束鞘细胞大小不一。转输组织铁杉型，转输管胞数量较少。有的种维管束远轴面具少数厚壁组织细胞（丽江铁杉 *T. forrestii* Downie）。维管束 1 条双束。树脂道 1 个，内生于维管束远轴面，并位于维管束鞘细胞之间（图 3—3）。

（2）长苞铁杉组（Sect. *Heopeuce* Keng et Keng f.） 本组与上述主要区别为：气孔两面生。星散分布着少数厚壁组织细胞，其细胞长轴向与维管束平行。维管束鞘明显，细胞大小较均匀。树脂道 1 个，边生，不位于维管束鞘细胞之间。在维管束的近、远轴面具厚壁组织细胞，尤以远轴面数量居多（图 3:2）。

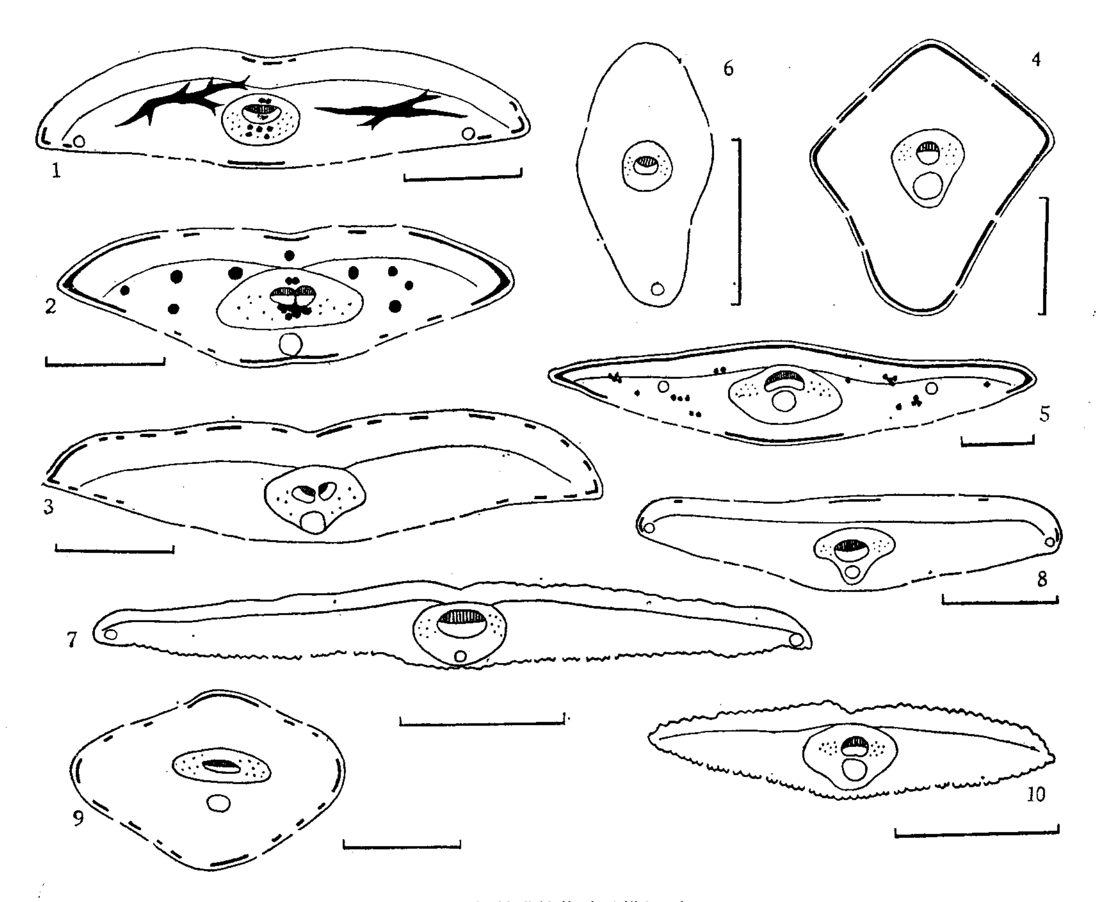


图 3 松柏类植物叶子横切面

1. 黄杉(*Pseudotsuga sinensis*)； 2. 长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)； 3. 铁杉（*Tsuga chinensis*）； 4. 柳杉（*Cryptomeria fortunei*）； 5. 杉木 *Cunninghamia lanceolata*)； 6. 水松（*Glyptostrobus pensilis*）； 7. 水杉（*Metasequoia glyptostroboides*）； 8. 北美红杉（*Sequoia sempervirens*）； 9. 巨杉（*Sequoiadendron giganteum*）； 10. 落羽杉（*Taxodium distichum*）。(比例尺均为 500μ)

最近 Gambles 和 Dengler (1974) 在扫描电镜与偏光显微镜下，研究了加拿大铁杉 (*T. canadensis*) 的叶子构造，发现在栅栏组织与海绵组织的细胞壁外面具草酸钙结晶，并认为此一特征是以往文献中未曾报道过的。在我们的观察中，除长苞铁杉外，其余各种海绵组织细胞的外壁上，也具有草酸钙结晶。

杉科 (Taxodiaceae)

11. 柳杉属 (*Cryptomeria*) 叶型 I，横切面近四棱形，叶子背腹面直径大于两侧间的直径，表皮具厚的角质层。气孔两面生，双环型；副卫细胞 4—7 个。皮下层 1 层，连续排列。叶肉分化不明显，分布在叶四周的叶肉细胞，略似栅栏组织细胞。维管束鞘不明显。转输组织柏木型。维管束 1 条单束。树脂道 1 个，位于维管束远轴面，内生于维管束鞘以内；树脂道直径较大，有的可大于维管束的直径 (图 3:4)。

12. 杉木属 (*Cunninghamia*) 叶型 II。气孔两面生，略内陷，单环和双环型；副卫细胞 4—7 个。皮下层 1 层，细胞直径多小于表皮细胞，壁较厚，连续排列。叶肉有分化，栅栏组织 1—2 层，维管束两侧海绵组织细胞横向伸长；叶肉中具厚壁组织细胞，单个或 3—5 个成团分布。维管束鞘细胞直径大小不等，排列也不整齐。转输组织柏木型。维管束 1 条单束。树脂道多为 3 个，1 个位于维管束远轴面，内生，2 个中生于叶两侧(图 3:5)。根据 Cross (1942)[18]研究表明，杉木叶子两侧的树脂道多存在于叶的近基部，而远基部则不常出现。

最近获悉，王德银和刘和林 (1982)[19] 在四川凉山发现本属一新种——德昌杉木 (*C. unicanaliculata* D. Y. Wang et H. L. Liu)，和一新变种——米德杉木 (*C. unicanaliculata* var. *pyramidalis* D. Y. Wang et H. L. Liu) 根据研究表明，它们与杉木及台湾杉木 (*C. konishii* Hayata) 的主要区别为：叶中仅具 1 个树脂道，并内生于维管束远轴面。因此上述作者认为：杉木属内种的划分似应以此特征为依据，将该属植物分为两个种群，即杉木与德昌杉木。另外，他们还发现在杉木及台湾杉木的叶中，树脂道 3 个，间有 1—2 个或 4—5 个不等。

13. 水松属 (*Glyptostrobus*) 叶型 I，横切面呈四棱形。表皮细胞壁较薄。气孔两面生，不内陷(图 1:1)，双环型；副卫细胞 4—7 个。无皮下层。叶肉分化不明显，叶肉细胞的分布与排列同柳杉属。维管束鞘细胞排列不规则。转输组织红豆杉型。维管束 1 条单束，树脂道 1 个，边生于叶子远轴面的角上 (图 3:6)。

14. 水杉属 (*Metasequoia*) 叶型 II，近轴面中凹，远轴面中部稍隆起。表皮细胞壁较薄，外平周壁呈圆丘状突起。气孔下面生，单环和双环型；副卫细胞 4—8 个。无皮下层。叶肉分化，栅栏组织 1—2 层，细胞很短，海绵组织细胞在维管束两侧横向伸长。维管束鞘较明显。转输组织红豆杉型，维管束 1 条单束，树脂道 3 个，1 个内生于维管束的远轴面，2 个边生于叶两侧 (图 3:7)。

15. 金松属 (*Sciadopitys*) 叶由二叶合生而成，横切面呈"∞"型。叶型 II 可能由叶型 I 演化而来[14]。表皮层具厚的角质层。气孔下面生，单环型；副卫细胞 4—8 个，在叶远轴面中凹的气孔带处，具许多较长的角质钉。皮下层 1 层，细胞连续排列。叶肉分化，栅栏组织 1—3 层，叶肉中具分枝状石细胞。维管束 2 条，木质部和韧皮部的位置与一般情况相反，即木质部朝向远轴面，韧皮部向着近轴面，维管束倒转 180 度；同时，两条维管束的

木质部端略向内侧倾斜。维管束鞘 1—2 层,细胞排列较不规则。转输组织为柏木型。树脂道 8—12 个,沿着叶子四周边生(图 4:1)。

16. 北美红杉属 (*Sequoia*) 叶型 II。表皮细胞壁较薄。气孔两面生,以下表皮居多,双环和偶见三环型;副卫细胞 4—6 个。皮下层 1 层,稀疏间断,主要分布在维管束近轴面及叶两侧。叶肉分化。维管束较明显。转输组织红豆杉型。维管束 1 条单束。树脂道 3 个,一个内生于维管束的远轴面,2 个位于叶两侧,边生(图 3:8)。

17. 巨杉属 (*Sequoiadendron*) 叶型 I,横切面近四棱形,叶背腹向的直径小于两侧间的直径。气孔两面生,双环和偶见三环型,内陷;副卫细胞 4—6 个。皮下层为 1 层壁较薄的细胞所组成,不连续排列。叶肉分化不明显,细胞排列同柳杉属。维管束鞘不明显。转输组织柏木型。维管束 1 条单束。树脂道 1 个,位于维管束的远轴面,中生(图 3:9)。

18. 台湾杉属 (*Taiwania*) 叶型 I,横切面近四棱形,叶的背腹面距离大于两侧间距离(秃杉),或小于两侧间距离(台湾杉)。表皮具厚的角质层,表皮细胞外平周壁显著增厚,气孔两面生,略内陷,双环和三环型;副卫细胞 4—7 个。皮下层 1 层,细胞壁甚厚,胞腔极小,不连续排列。叶肉分化不明显。维管束鞘细胞排列不规则。转输组织柏木型。维管束 1 条单束。树脂道 1 个,内生于维管束的远轴面(图 4:2)。

19. 落羽松属 (*Taxodium*) 叶型 II,近轴面中微凹,表皮细胞较大,外平周壁呈圆丘状突起。气孔下面生,双环型;副卫细胞 4—7 个。皮下层 1 层,不连续排列或无皮下层。叶肉分化,叶肉中具石细胞,如池杉 (*T. ascendes*),或缺如。维管束鞘极不明显。转输组织红豆杉型。维管束 1 条单束。树脂道 1 个,位于维管束远轴面,中生或内生,树脂道直径几与维管束相等(图 3:10)。

柏科 (Cupressaceae)

20. 柏木属 *Cupressus*,扁柏属 *Chamaecyparis*,福建柏属 *Fokienia* (柏木亚科 *Cupressoideae*) 和翠柏属 *Calocedrus*,侧柏属 *Platycladus*,崖柏属 *Thuja*,罗汉柏属 *Thujopsis* (侧柏亚科 *Thujoideae*) 叶型 III,各属鳞叶结构极为相似。表皮具厚角质层。气孔上面生或下面生或两面生,单环或双环型,副卫细胞 4—7 个。皮下层 1—2 层,连续或间断排列。叶肉有分化,有的背腹向扁平的叶子,其上、下叶面结构倒置;有的背腹向伸长的叶子,其维管束及树脂道与叶的其它结构呈 90 度角的扭转。维管束鞘不明显。转输组织柏木型,转输管胞壁上具大而稀的具缘纹孔。维管束 1 条靠近小枝,树脂道 1 个,位于维管束远轴面,中生或边生(图 4:3)。

福建柏属的鳞叶结构与上述略有区别,如在叶横切面上较宽大,呈长条形,维管束离小枝远,几乎在叶中间。树脂道 2 个,一个位于韧皮部下方,内生;一个边生于叶的一侧(图 4:4)。

21. 刺柏属 *Juniperus* 和圆柏属 *Sabina* (圆柏亚科 *Juniperoideae*) 叶型 II,刺叶(除圆柏属部分种兼有鳞叶,少数种全为鳞叶外),横切面呈蝶形(刺柏属)。具角质层。气孔上面生,单环或不完全双环型;副卫细胞 4—7 个,上、下叶面结构倒置。在叶近轴面的气孔带区,具乳头状突起。皮下层 1—2 层,胞腔极小,连续排列。叶肉有分化。维管束鞘不明显。转输组织柏木型。维管束 1 条;紧靠韧皮部具成团或成行的厚壁组织细胞。树脂道一个,位于维管束远轴面,中生,并紧靠在维管束鞘外面,或边生,连接皮下层,鞘细胞

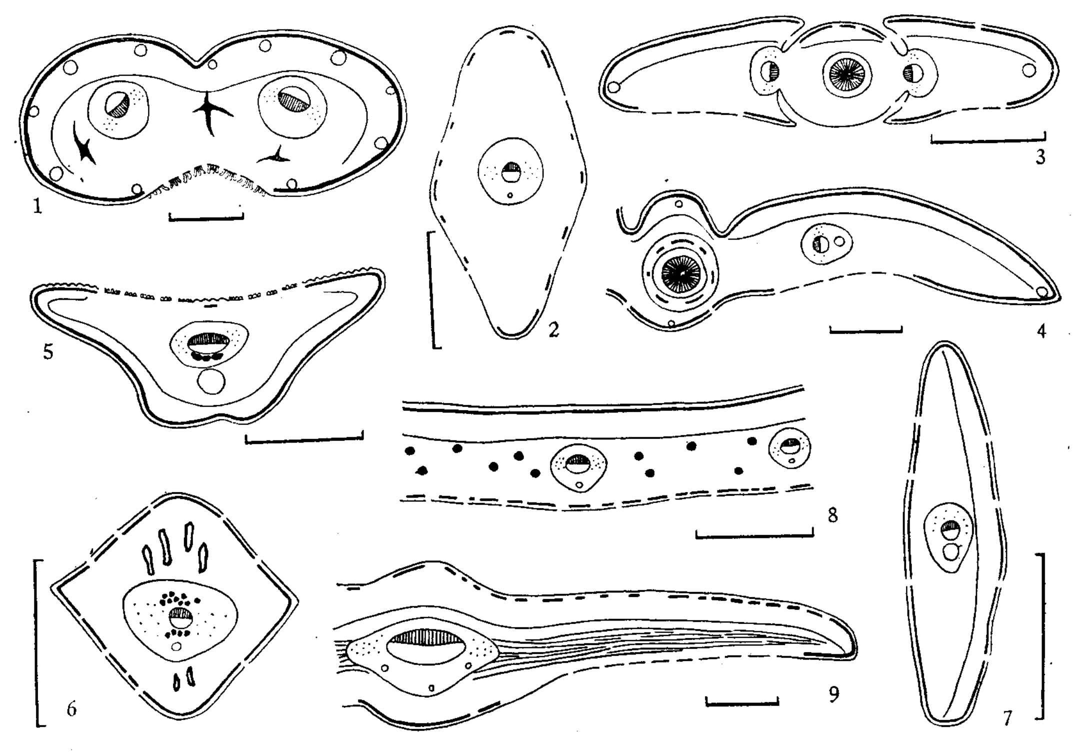


图 4 松柏类植物叶子横切面

1.金松 (*Sciadopitys verticillata*); 2.秃杉 (*Taiwania flousiana*); 3.翠柏 (*Calocedrus macrolepis*); 4.福建柏 (*Fokienia hodginsii*); 5.刺柏 (*Juniperus formosana*); 6.陆均松 (*Dacrydium pierrei*); 7.鸡毛松 (*Podocarpus imbricatus*); 8.竹柏 (*Podocarpus nagi*); 9.罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus*)。(比例尺均为 500μ)

2—3 层(图 4:5)。

罗汉松科 (Podocarpaceae)

22.陆均松属 (*Dacrydium*) 叶型 I，横切面近四棱形，表皮具很厚的角质层。气孔两面生，内陷，双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—3 层，连续排列。叶肉分化不明显，在横切面上，叶中部的叶肉细胞呈背腹向伸长，叶肉组织中具木质化的骨状石细胞，属副转输组织的一种[20]，故转输组织属苏铁型。维管束鞘不明显。在维管束的左右两侧分布有转输管胞，而在维管束的近、远轴面均有成团的厚壁组织细胞分布。维管束 1 条单束。树脂道 1 个，内生于维管束的远轴面(图 4:6)。

23.罗汉松属 (*Podocarpus*)

(1) 鸡毛松组 (Sect. *Dacrycarpus*) 叶型 II，叶背腹面伸长，气孔两面生，双环型，副卫细胞 4—6 个。皮下层为 1—2 层小的厚壁组织细胞，连续排列。叶肉分化不明显。维管束鞘明显，细胞内含单宁物质。转输组织为南洋杉型。维管束 1 条单束，其中木质部与韧皮部的排列方向与一般情况扭转 90 度。树脂道 1 个，位于韧皮部下方，内生 (图 4:7)。

(2) 竹柏组 (Sect. *Nageia*) 叶型 IV，表皮具厚的角质层。气孔下面生，内陷，双环型，副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—2 层，连续排列。叶肉有分化，栅栏组织 1—2 层，排列

紧密，叶肉中散布着许多单个厚壁组织细胞，胞腔极小，内含树脂类物质；其细胞长轴与维管束平行排列。维管束鞘不明显。转输组织红豆杉型。维管束多条单束，平行排列。除小的维管束外，每个束的远轴面均内生一个树脂道（图 4:8）。

（3）罗汉松组（Sect. *Podocarpus*） 叶型 II，近、远轴面中央均明显隆起。具角质层。气孔下面生，双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—2 层，不连续排列。叶肉高度分化，栅栏组织发达。维管束鞘不明显。转输组织苏铁型，在维管束两侧，转输管胞呈翼状排列，其次生壁为梯纹、网纹加厚或有具缘纹孔；在栅栏组织与海绵组织之间还具副转输组织。维管束 1 条单束。树脂道 3 个，均分布于维管束远轴面，呈弧形排列，内生（图 4:9）。

南洋杉科（Araucariaceae）

24. 贝壳杉属（*Agathis*） 叶型 IV，横切面呈带形。表皮细胞外平周壁显著增厚，具很厚的角质层。气孔下面生，略内陷，双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—3 层，胞腔极小，不连续排列。叶肉高度分化，在叶肉中具枝状的石细胞。维管束鞘不明显。转输组织为南洋杉型。在维管束的近、远轴面均具厚壁组织细胞，胞腔内含棕色单宁物质。维管束多条，平行排列；维管束之间有一个树脂道，中生，树脂道直径较大，几与维管束相等（图 5:1）。

25. 南洋杉属（*Araucaria*） 叶型 IV。表皮具很厚的角质层，气孔下面生，内陷，双环型；副卫细胞 4—6 个。皮下层 1—2 层，连续排列。叶肉有分化，具分枝状石细胞。维管束鞘不明显，转输组织为南洋杉型。在维管束的远轴面具成团厚壁组织细胞的分布。维管束多条，平行排列，树脂道多个，每隔 1—2 个维管束，具 1 个中生树脂道（图 5:2）。

根据 Bamber（1978）等人的报道[21]，在南洋杉属的叶肉中，具一类不寻常的细胞，其特征为：细胞核和细胞质缺如，胞腔中有许多分隔，故称为“分隔细胞”（compartmented cell）。这类细胞主要分布于海绵组织中，其细胞体积通常比海绵组织细胞约大 1 倍。通过电镜的观察表明有两种分隔系统，一是在光学显微镜下易于见到的厚的分隔结构；另一种是在大的分隔内又具小的分隔系统，即为薄的结构，它们在光学显微镜中是不能见到的。在贝壳杉属中不存在分隔细胞。因此，分隔细胞是在南洋杉科中区分南洋杉属与贝壳杉属最好的依据。

三尖杉科（Cephalotaxaceae）

26. 三尖杉属（*Cephalotaxus*） 叶型 II，近轴面中部明显隆起。表皮具角质层。气孔下面生，内陷，双环型，副卫细胞 4—6 个。具 1 层皮下层，间断排列，或皮下层缺如。叶肉高度分化，栅栏组织 1—2 层，在栅栏组织与海绵组织之间，具横向伸长，排列松散的薄壁组织细胞，这些细胞类似于罗汉松属的副转输组织[22]。叶肉中具分散的石细胞或缺如。维管束鞘不明显。转输组织红豆杉型。维管束 1 条。树脂道 1 个，内生，鞘细胞 2—3 层（图 5:3）。

红豆杉科（Taxaceae）

27. 穗花杉属（*Amentotaxus*） 叶型 II，叶子近轴面中部突起。表皮具很厚的角质层。气孔下面生，内陷（图 1:3），单环型；副卫细胞 4—10 个。无皮下层。叶肉高度分化，栅栏组织 1—2 层，海绵组织细胞具有突起，细胞间隙较大；叶肉中具石细胞，细胞细长，两端分枝或不分枝，纵向或横向伸长，有的伸向表皮层。维管束鞘不明显。转输组织红豆杉型。

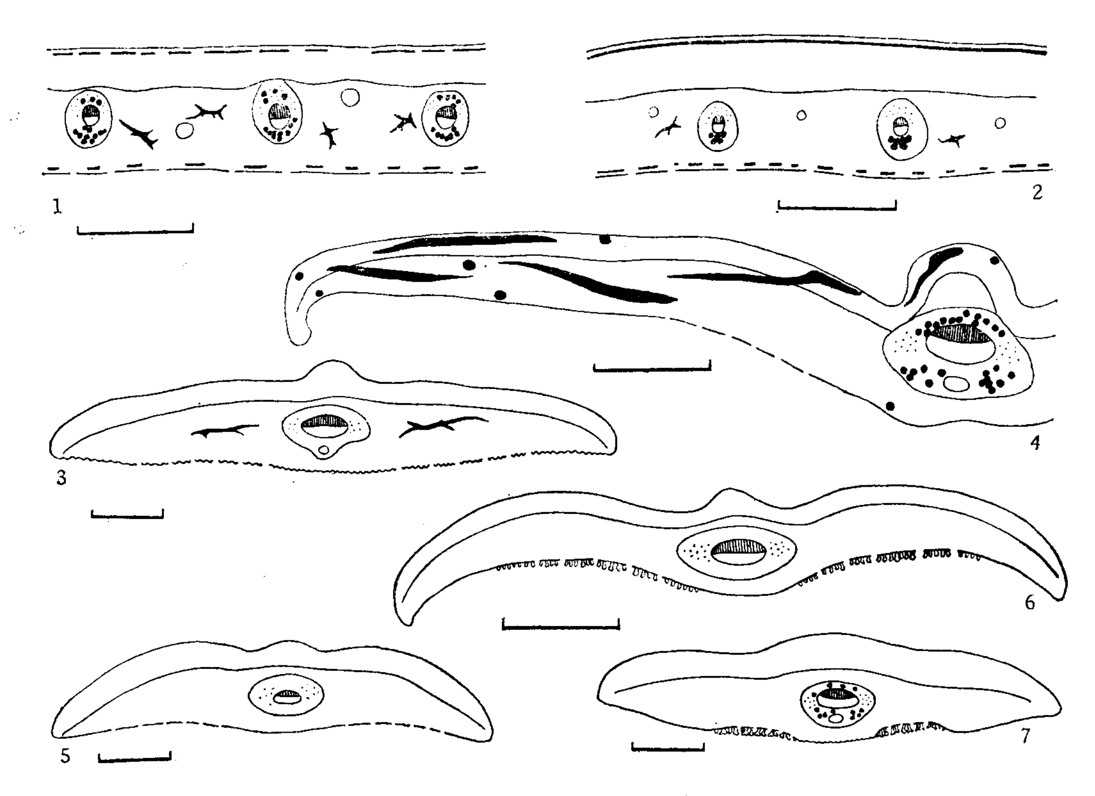


图 5　松柏类植物叶子横切面

1. 贝壳杉 (*Agathis dammare*)； 2. 大叶南洋杉 (*Araucaria bidwillii*)； 3. 粗榧 (*Cephalotaxus sinensis*)； 4. 穗花杉 (*Amentotaxus argotaenia*)； 5. 白豆杉 (*Pseudotaxus chienii*)； 6. 南方红豆杉 (*Taxus chinensis* var. *mairei*)； 7. 榧树 (*Torreya grandis*)。(比例尺均为 500μ)

在维管束的近、远轴面具厚壁组织细胞，成团或星散分布，胞腔中含棕色单宁物质。维管束 1 条单束。树脂道 1 个，内生于维管束的远轴面 (图 5:4)。

28. 白豆杉属 (*Pseudotaxus*)　叶型 II，叶的近、远轴面中央隆起。表皮细胞富含单宁物质，具厚的角质层。气孔下面生，略内陷，单环型，或有时为不完全的双环型，副卫细胞 4—8 个。无皮下层。叶肉高度分化，栅栏组织 2—3 层，维管束鞘不明显。转输组织红豆杉型。维管束 1 条单束。树脂道缺如 (图 5:5)。

29. 红豆杉属 (*Taxus*)　叶型 II，叶近轴面中部隆起。气孔下面生，内陷，双环型；副卫细胞4—6个；在气孔带处或气孔带与中间区，常具有大小不等的乳头状角质钉。根据角质钉的分布图式，一般可作为该属分种的辅助特征之一[23,9]，无皮下层。叶肉高度分化，栅栏组织 2—3 层。维管束鞘不明显。转输组织红豆杉型。维管束 1 条。树脂道缺如(图 5:6)。

30. 榧树属 (*Torreya*)　叶型 II。表皮细胞壁显著增厚，具角质层。气孔下面生，单环型；副卫细胞 5—11 个，在气孔带区具较长而顶部分叉的角质钉。无皮下层。叶肉分化，栅栏组织细胞较短，1—2 层，维管束两边的叶肉细胞横向伸长，叶肉中具分枝状石细胞(如皱乳榧树组)，或缺如(榧树组)。维管束鞘不明显。转输组织红豆杉型。在维管束的近、远轴面具星散分布的厚壁组织细胞。维管束 1 条单束。树脂道 1 个，内生于维管束远

轴面，鞘细胞 2—3 层(图 5:7)。

松柏类植物分属检索表(根据叶子结构特征)

叶型 I

1.具凯氏带加厚的内皮层，树脂道 2—12 个。

2.叶的横切面呈三角形、半圆形和扇形等；气孔单环；叶肉细胞壁显著内褶……………… **松属 Pinus**

2.叶的横切面呈四棱形；气孔双环和三环；叶肉细胞壁内褶或不明显。

3.转输组织黄杉型，叶肉细胞壁内褶不明显……………………………………………… **雪松属 Cedrus**

3.转输组织松型。

4.叶肉细胞壁呈波浪形内褶，皮下层 1 层……………………… **云杉属 Picea** (**云杉组** Sect. **Picea**)

4.叶肉细胞壁较平直，皮下层 1—3 层………… **云杉属 Picea** (丽江云杉组 Sect. **Casicta** Mayr)

1.具维管束鞘；树脂道 1 个。

5.皮下层缺如；转输组织红豆杉型；树脂道边生……………………………… **水松属 Glyptostrobus**

5.皮下层 1 层，转输组织柏木型或苏铁型；树脂道中生或内生。

6.树脂道中生…………………………………………………………………………… **巨杉属 Sequoiadendron**

6.树脂道内生。

7.转输组织苏铁型，维管束的近、远轴面具厚壁组织细胞…………………… **陆均松属 Dacrydium**

7.转输组织柏木型，维管束的近、远轴面无厚壁组织细胞。

8.表皮细胞外平周壁显著增厚，皮下层间断排列………………………… **台湾杉属 Taiwania**

8.表皮细胞外平周壁增厚不明显，皮下层连续排列……………………… **柳杉属 Cryptomeria**

叶型 II

1.具凯氏带加厚的内皮层。

2.皮下层连续排列。

3.上、下叶面结构及维管束空间相对位置正常…………………………………… **银杉属 Cathaya**

3.上、下叶面结构倒置，维管束空间相对位置倒置 180 度……………………………………………
……………………………………………… **云杉属 Picea** (**鱼鳞云杉组** Sect. **Omorica** Willk.)

2.皮下层间断排列。

4.气孔下面生，叶肉中具分枝状石细胞………………………………………… **黄杉属 Pseudotsuga**

4.气孔两面生，分枝状石细胞缺如…………………………………………………… **落叶松属 Larix**

1.具维管束鞘

5.维管束相对于叶的其它结构位置扭转 90 度或 180 度角。

6.叶子背腹向伸长，维管束扭转 90 度……… **罗汉松属 Podocarpus** (**鸡毛松组** Sect. **Dacrycarpus**)

6.维管束倒转 180 度。

7.合生叶，横切面呈"∞"形；维管束 2 条；树脂道 8—12 个……………………… **金松属 Sciadopitys**

7.刺形叶，横切面近蝶形；维管束 1 条；树脂道 1 个………… **刺柏属 Juniperus** 和**圆柏属 Sabina**

5.维管束相对于叶其它结构的位置正常。

8.树脂道缺如。

9.气孔带区具角质钉，气孔双环型……………………………………………… **红豆杉属 Taxus**

9.气孔带区无角质钉，气孔主要为单环型………………………………… **白豆杉属 Pseudotaxus**

8.具 1—3 个树脂道。

10.树脂道 1 个，位于维管束的远轴面。

11.转输组织铁杉型。

12. 叶肉中具纤维状石细胞，树脂道边生 ……………………………………………………………………………铁杉属 **Tsuga**（长苞铁杉组 Sect. **Heopeuce** Keng et Keng f.）

12. 叶肉中无纤维状石细胞，树脂道内生………………铁杉属 **Tsuga**（铁杉组 Sect. **Tsuga**）

11. 转输组织红豆杉型。

13. 气孔带区具长而分叉的角质钉。

14. 叶肉中具分枝状石细胞…………榧树属 **Torreya**（皱乳榧树组 Sect. **Puminatae** Hu）

14. 叶肉中无分枝状石细胞 ………………… 榧树属 **Torreya**（榧树组 Sect. **Torreya**）

13. 气孔带不具分叉的角质钉。

15. 维管束近、远轴面具厚壁组织细胞………………………………穗花杉属 **Amentotaxus**

15. 维管束近、远轴面无厚壁组织细胞………………………………三尖杉属 **Cephalotaxus**

10. 树脂道 2 或 3 个。

16. 树脂道 2 个，位于叶的两侧。

17. 表皮细胞外平周壁成圆丘状突起；转输组织红豆杉型………………落羽松属 **Taxodium**

17. 表皮细胞外平周壁平直；转输组织黄杉型。

18. 叶子近轴面中部凸起 ……………………………………………………… 油杉属 **Keteleeria**

18. 叶子近轴面中部凹入 ………………………………………………………… 冷杉属 **Abies**

16. 树脂道 3 个。

19. 其中 1 个树脂道边生于近轴面中部；转输组织铁杉型……………金钱松属 **Pseudolarix**

19. 其中 1 个树脂道内生于维管束的远轴面；转输组织柏木型或红豆杉型。

20. 皮下层缺如，表皮细胞外平周壁为圆丘状隆起…………………… 水杉属 **Metasequoia**

20. 具皮下层；表皮细胞外平周壁平直。

21. 气孔有单环型，皮下层连续排列，叶肉中具厚壁组织细胞……杉木属 **Cunninghamia**

21. 气孔无单环型，皮下层间断排列，叶肉中无厚壁组织细胞………北美红杉属 **Sequoia**

叶型 III

鳞叶；维管束及树脂道的空间位置与叶子其它结构位置扭转 90 度角；转输组织柏木型………………………………………翠柏属 **Calocedrus**，扁柏属 **Chamaecyparis**，柏木属 **Cupressus**，福建柏属 **Fokienia**，侧柏属 **Platycladus**，崖柏属 **Thuja** 和罗汉柏属 **Thujopsis**.

叶型 IV

1. 转输组织红豆杉型；在每个大的维管束远轴面具 1 个内生树脂道 ……………………………………………………………… 罗汉松属 **Podocarpus**（竹柏组 Sect. **Nageia**）

1. 转输组织南洋杉型；每隔 1—2 个维管束间具 1 个中生树脂道。

2. 皮下层间断排列；维管束近、远轴面具厚壁组织细胞………………………………贝壳杉属 **Agathis**

2. 皮下层连续排列；仅维管束远轴面具厚壁组织细胞………………………………南洋杉属 **Araucaria**

五、讨　　论

本文对 103 种和 8 个变种松柏类植物的叶子表皮、皮下层、叶肉、转输组织、维管束以及树脂道等特征，进行了综合比较观察，结果表明：这些特征在各属中均具相对的稳定性，通常在属一级水平上可明显加以区分(柏科大多数属除外)。但由于本文取材有限，致使某些属的叶结构特征可能概括不够，尚有待今后作进一步的补充和完善。

在利用叶表皮及内部结构特征作为分属鉴定时，首先要检验这些特征是否稳定。一般讲，角质层的厚度、栅栏组织发达的程度、以及单位叶面积上气孔的数目等特征，极易受

生态因素的影响，本文均未采用。而树脂道的分布位置与数目，虽然在有些属（如云杉属）的分种鉴定中争议较大[5,7,9,16]，但从属一级水平上看，则较稳定。根据我国产云杉属 21 种 5 变种针叶树脂道的比较解剖观察表明[16]，一般横切面上都有两个位于叶两侧的树脂道，这可视为一种基本类型。此外，柳杉属、陆均松属、三尖杉属、穗花杉属和榧树属等均具 1 个内生树脂道；红豆杉属和白豆杉属树脂道缺如，这些特征在属一级也都是比较稳定的。

又如转输组织的类型[15]，气孔带区的角质钉[9,23] 以及叶肉细胞中石细胞的存在与否，在分属鉴定中都是常用的特征。一般来说，在被子植物中，虽然解剖学特征对各级分类单位都有用，但在种一级或科以上的分类中则可靠性较小[24]。这一结论似与本文对松柏类植物的观察结果相符。

关于松科某些种叶的内皮层细胞壁上，具栓质凯氏带加厚的现象已有不少报道[12,22,25]，从本文所观察的材料中，仅出现在松科（其中冷杉属、铁杉属、金钱松属和油杉属除外），这也是松科在裸子植物中较特化的又一例证。至今人们普遍认为，在初生根中具凯氏带加厚的内皮层，是物质横向运输中非原质体途径的一道屏障，从而起到物质吸收过程中的调节作用[12]。但对松科植物的叶来说，是否也具有同样的功能，以及具这种结构在系统演化上有何意义，还有待于进一步的研究。

在松科各属（金钱松属除外）、刺柏属、圆柏属、陆均松属、贝壳杉属、南洋杉属、穗花杉属和榧树属等，维管束鞘（或内皮层）以内，均有厚壁组织细胞的分布，它们多成团地位于维管束的近轴面和远轴面，或仅分布于韧皮部下方，形成“维管束帽”，如同被子植物一样，这类厚壁组织细胞或称为“增强细胞”（Strengthening cell）[2,8]，在叶子中也是作为机械组织的一种。关于厚壁组织的特征，不仅可用作云杉属中种的鉴定依据[8]，而且在松柏类植物分属中也具有鉴定价值。

在松柏类植物叶中，除叶型 I 为等面叶外，其余大多数为背腹叶，叶肉分化为栅栏组织和海绵组织。栅栏组织通常位于叶片的上面（近轴面或腹面），海绵组织在下面（远轴面或背面），包埋在叶肉中的维管束，一般为外韧维管束，即木质部在叶的近轴面，韧皮部在远轴面。不过有些属也有例外，如本文所观察的云杉属的鱼鳞松组，侧柏属和圆柏属，其上下叶面结构倒置。而金松属维管束的空间位置倒转 180 度，其形成原因众说不一[3,26]。又如柏科中的鳞叶，罗汉松科中的陆均松属与鸡毛松的叶，其维管束空间位置，相对于叶的其它结构扭转 90 度。据李正理（1952）对 *Dacrydium taxoides* 叶个体发育的研究表明[20]，在叶成熟过程中，其横切面由近三角形变为背腹向扁平，最后转为近、远轴向延长，结果与大多数松柏类植物叶相反，除维管束与树脂道外，所有结构似扭转了 90 度角。至于其它各属情况，尚未见有报道。不过在被子植物中，有人认为叶的上下叶面结构倒向，可能与特殊生境有关[27]。本文从分属鉴定的目的出发，上述结构特征在成熟叶中较为稳定，尚可作为鉴定的依据之一。

参 考 文 献

[1] 桂耀林、李正理，1963：中国松属（*Pinus*）针叶的比较解剖观察，植物学报，**11**(1)：44—58。

[2] Durrell, L. W., 1916: Notes on North American conifers based on leaf characters. *Proc. Iowa Acad. Sci.* **23**: 519—82.

[3] Hayata, B. and Y. Satake, 1929: Contributions to the knowledge of the systematic anatomy of

some Japanese plants. *Bot. Mag. Tokyo* **43**: 73—106.
[4] Ho, C. C. (何长谦), 1950: Leaf anatomy of Chinese species of Podocarpus. *Bot. Bull. of Academia Sinica* **3**(4): 146—150.
[5] Hsu Jen (徐仁), 1936: Anatomy of the leaves of conifers of North China. *Sci. Rep. Nat. Univ. Peking* **1**(1): 39—58.
[6] Liu, Tang-Shui (刘棠瑞), 1971: A monograph of the genus Abies. Dep. Fores. College of Agricultural National Taiwan University.
[7] Marco, H. F., 1931: Needle structure as an aid in distinguishing Colorado blue spruce from Engelmann spruce. *Bot. Gaz.* **92**: 446—9.
[8] Marco, H. F., 1939: The anatomy of spruce needles. *J. Agric. Res.* **58**: 357—68.
[9] Orr, M. Y., 1937: On the value for diagnostic purposes of certain of the anatomical features of conifer leaves. *Notes from the Royal Botanical Garden Edinburgh.* **19**: 255—66.
[10] Florin, R., 1931: Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar.* B. **10**. No. 1.
[11] Napp-Zinn, K., 1966: Anatomie des Blattes I. Gymnospermen. Gebruder Borntraeger. Berlin-Nikolassee.
[12] Esau, K., 1977: Anatomy of seed plants. (2nd ed.) John Wiley & Sons.
[13] 郑万钧、傅立国，1978：中国植物志（第七卷），科学出版社。
[14] Laubenfels, D. J. de, 1953: The external morphology of conifer leaves. Phytomorphology **3**: 1—20.
[15] Hu, Yu-shi & Yao, Bi-jun (胡玉熹和姚璧君), 1981: Transfusion tissue in Gymnosperm leaves. *Bot. J. Linn. Soc.* **83**(3): 263—272.
[16] 李正理、毋锡金，1966：中国云杉属（*Picea*）针叶树脂道的比较解剖学观察，植物学报，**14**(1)：12—21。
[17] Gambles, R. L. and N. G. Dengler, 1974: The leaf anatomy of hemlock, Tsuga canadensis. *Can. J. Bot.* **52**(5): 1049—1056.
[18] Cross, G. L., 1942: Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of Cunninghamia lanceolata. *Amer. J. Bot.* **29**(4): 288—301.
[19] 王德银、刘和林，1982：杉木属新种及新变种，植物分类学报，**20**(2)：230—232。
[20] Lee, C. L., (李正理), 1952: The anatomy and ontogeny of the leaf of Dacrydium taxoides. *Amer. J. Bot.* **39**: 393—398.
[21] Bamber, R. K., Rosanne Summerville & Jeanette Gregory, 1978: Unusual cells in the mesophyll zone of the leaves of Araucaria. *Aust. J. Bot.* **26**(2): 177—87.
[22] Kausik, S. B. and S. S. Bhattacharya, 1977: Comparative foliar anatomy of selected Gymnosperms: leaf structure in relation to leaf form in Coniferales and Taxales. *Phytomorphology* **27**(2): 146—160.
[23] 桂耀林、胡玉熹，1974：红豆杉属叶子的表皮特征与分类的关系，植物分类学报，**12**(3)：329—333。
[24] Davis, P. H. & V. H. Heywood, 1963: Principles of angiosperm taxonomy. p. 177—178. Oliver & Boyd, Edinburgh & London.
[25] Pant, D. D. & Nupur Basu, 1977: A comparative study of the leaves of Cathaya argyrophylla Chun & Kuang and three species of Keteleeria Carriere. *Bot. J. Linn. Soc.* **75**: 271—282.
[26] Masters, M. T., 1980: Review of some points in the comparative morphology, anatomy, and life-history of the Coniferae. *J. Linn Soc. London Bot.* **27**: 226—332.
[27] Metcalfe, C. R. and L. Chalk, 1979: Anatomy of the dicotyledons. 2nd ed vol. 1. Clarendon Press. Oxford.

COMPARATIVE ANATOMY OF CONIFER LEAVES

YAO BI-JUN HU YU-SHI
(*Institute of Botany, Academia Sinica, Peking, hina*)

Abstract

The epidermis and internal structure of 103 species and 8 varieties of conifer leaves belonging to 37 genera of 7 families have been comparatively investigated. The anatomical characters of leaves of all the genera (or sections) studied are described systematically and a key to the genera (or sections) is also presented.

It is shown that in order to identify at the genus level, the leaf types of Laubenfels' may be used as the primary characterization. And it can also be seen that the following characters which are relatively constant at the genus level provide an important basis for identification: the epidermal structure, the presence or absence of hypodermis, the degree of differentiation of mesophyll, the occurrence of vascular bundle sheath or endodermis, the transfusion tissue type, the number and relative spatial position of vascular bundles, the number and distribution of resin canal and the presence of sclereid or sclerenchyma.

The genera of Cupressaceae (except for *Juniperus* and *Sabina*) are of scale leaves (Leaf type-III) with little differences in structural characters. It's difficult to distinguish them from each other.

In addition, some problems concerning the significance of the resin canal, the endodermis with Casparian-strip, the sclerenchyma and the vascular bundle in identification are here also discussed.